

La relevancia EVOLUTIVA de los **ECOTIPOS**

Rosa María **González Monroy**
Alberto E. **Rojas Martínez**

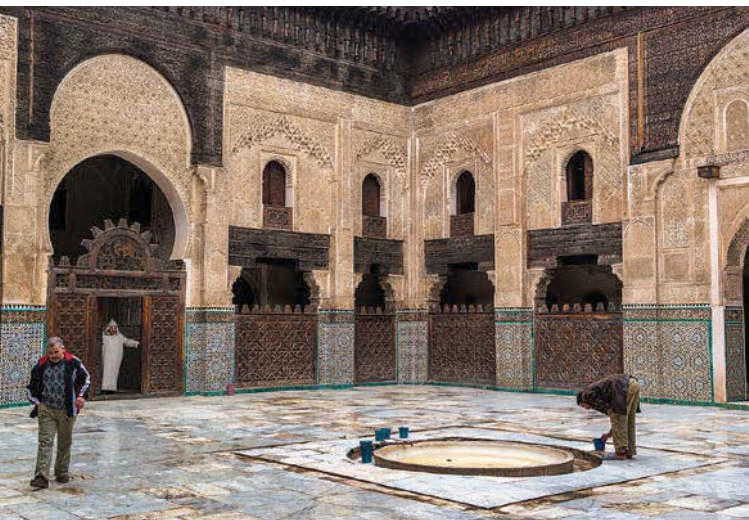
La especiación es el surgimiento de una nueva especie a partir de una población ancestral, que ocurre cuando una población se separa geográficamente del resto de la especie y evoluciona; entre otros factores que producen especiación están el tamaño de la población y su variabilidad génica.¹ En este artículo se revisa la importancia de los ecotipos en el concepto evolutivo de las especies.

Se conoce como ecotipo a una subpoblación genéticamente diferenciada que está restringida a un hábitat específico, a un ambiente particular o a un ecosistema definido, con límites de tolerancia particulares, a los factores ambientales locales. La adaptación a un ecosistema o a un hábitat particular implica cambios genéticos que se establecen de acuerdo con los límites de tolerancia de las especies.²

Lo anterior implica que las especies no son estáticas, ya que deben de adaptarse al medio en el que viven, e incluso algunas llegan a modificarlo de tal modo que resultan más



© Enrique Soto, Marruecos, Mequinez, 2014.



© Enrique Soto, Medersa Bou Inania, Marruecos, Fez, 2014.

resistentes a los efectos de la humedad, la temperatura y la precipitación. A esto se le llama compensación de los factores.³ Por ejemplo, Göte Turesson (1922), estudió la herencia de los caracteres en las plantas en los jardines del campus de la Universidad de Ciencias Agrícolas en Ultuma, Suecia, y observó que dependiendo de las condiciones de humedad, sombra y sol, las mismas plantas desarrollaban formas diferentes en el mismo jardín. Así introdujo el concepto de ecotipo.⁴ Por lo tanto, las especies que habitan en grandes extensiones geográficas desarrollan casi siempre ecotipos, es decir, subpoblaciones localmente adaptadas que presentan grados óptimos y límites de tolerancia a las condiciones de cada lugar.⁵ Estas variaciones se transmiten genéticamente y deben considerarse cuando se

realizan repoblaciones de sitios alterados, asegurándose de que los ejemplares introducidos pertenezcan a un ecotipo adaptado a vivir en las condiciones específicas del lugar.

El debate histórico sobre las etapas en la evolución de las especies, propuesto por Turesson (1922) al sistema de clasificación de la genética ecológica en la década de 1920 a 1930, fue defendido a mediados del siglo XX por Jens Clausen, y posteriormente puesto bajo escrutinio severo en los años 1960 y 1970. Como resultado, se concluyó que existen diversos factores que provocan la variabilidad entre las poblaciones. El centro de la controversia consistía en saber si la especiación se produce rápidamente, a escala local o gradualmente, a través de la formación de ecotipos geográficamente extendidos que evolucionan como precursores para la formación de las especies.⁶

Entre las modificaciones genéticas más frecuentes y documentadas encontramos a las alteraciones cromosómicas, que incluyen mutaciones, variaciones de número y cambios en su estructura.⁷ Esta última, documentada en diversos organismos, se refiere a la plasticidad de la morfología, la cual se considera un mecanismo adaptativo, ya que responde a las condiciones constantemente cambiantes del medio local, y que pueden dar origen, inclusive a nuevas especies.⁸ En las plantas observamos la plasticidad fenotípica, que describen las variaciones en la forma de la hoja, por ejemplo en *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae) cuando crece en diferentes ambientes, con diferente intensidad luminosa a 100%, 20% y 5% de luz. En condiciones de sombra la hoja se ensancha y con ello aumenta la superficie de captación de radiación, mientras que en condiciones de luz normal las hojas presentan la forma lanceolada, por lo que se aprecia modificación de tipo morfológica.⁹ Por otra parte, en el pasto vetiver (*Vetiveria zizanioides*), una especie con una alta adaptabilidad a diferentes tipos de suelo y climas y que además posee numerosas características que lo convierten en una alternativa para la conservación del suelo y el agua, estabilización de taludes, control de erosión, absorción de metales pesados y purificación de aguas, entre otros, se han identificado diez de sus ecotipos, que han sido recolectados con el fin de conservar su variabilidad biológica en el Banco de Germoplasma de Venezuela.¹⁰

Hasta la fecha se han publicado varios modelos de especiación cromosómica, todos ellos proponen que las diferencias cromosómicas acumuladas entre las neo-especies y sus progenitoras, deterioran la fertilidad o la viabilidad de los híbridos intraespecíficos.¹¹ Sin embargo, lo anterior no se cumple en todos los casos; por ejemplo, el castaño de Indias de flores rojas *Aesculus carnea*, es un híbrido natural auténticamente mejorado entre el *A. hippocastanum* y el *A. parvia*, que tiene el número doble de cromosomas que las especies parentales.¹² Esta doble serie cromosómica derivada de cada progenitor permite que este híbrido anfiploide se perpetúe, puesto que el entrecruzamiento de distribuciones al azar no produce ninguna nueva combinación. Parece más bien un tipo intermedio entre sus dos padres: así la altura es de unos veinte metros en comparación con *A. hippocastanum* de treinta y *A. parvia* de ocho. En la forma y la hoja es como *A. hippocastanum*, mientras que el color de las flores se acerca al de las flores de *A. parvia*. La fruta es una forma intermedia entre los padres, sin embargo, las flores son claramente distintas a las de los padres por sus brácteas (órgano vegetal producto de una transformación natural de las hojas para acompañar a las flores y apoyar la función de atraer a los agentes polinizadores). Por lo que este es un caso de hibridación exitosa que puede llevar a la formación de una nueva especie, lo cual apoya la viabilidad de los híbridos entre padres y descendientes.

White,¹³ uno de los teóricos más prominentes, en su Teoría de la Especiación Estasiopátrica sugiere que los reordenamientos cromosómicos seleccionan predominantemente a los heterocigotos y argumenta que, para que se produzca este mecanismo, las especies deben presentar escasa vagilidad para tener la posibilidad de formar poblaciones aisladas. La deriva genética, el impulso meiótico (se trata de un proceso de competencia entre genes dentro de un genoma) y la endogamia (cruzamiento entre individuos de una misma raza dentro de una población aislada, tanto geográfica, como genéticamente) son factores importantes que favorecen la permanencia de estos cambios estructurales en las plantas.¹⁴ La deriva genética describe las fluctuaciones aleatorias en la frecuencia de los alelos. Esto es de especial importancia en poblaciones reducidas, donde las posibilidades de fluctuación de una generación



© Enrique Soto, Marruecos, Fez, 2014.

a la siguiente son grandes. Estas fluctuaciones en la frecuencia de los alelos entre generaciones sucesivas puede producir la desaparición de algunos alelos en las poblaciones. Dos subpoblaciones separadas que parten de la misma frecuencia de alelos, pueden derivar por fluctuación aleatoria en dos poblaciones divergentes, con diferente conjunto de alelos (alelos presentes en una población y que desaparecieron en la otra); por ejemplo, la mayoría de los guepardos que eran abundantes y estaban diversificados, se extinguieron quedando unos pocos, perdiendo rápidamente muchos caracteres que fueron sustituidos por otros (bajo peso, tamaño pequeño y mayor velocidad). La nueva especie resultante, *Acinonyx jubatus*, es uno de los mamíferos con menor diversidad génica, hasta el punto de que los

individuos de esta especie son fácilmente contagiados de enfermedades.¹⁵

La consideración de que los reordenamientos cromosómicos pueden actuar como barrera del flujo genético, se basa en la premisa de que las formas cromosómicamente diferenciadas o ecotipos, tienen el potencial de producir híbridos en aquellas zonas donde las poblaciones progenitoras y descendientes están en contacto. Las poblaciones divergentes pueden ser idénticas en todos los aspectos, pero los reordenamientos cromosómicos estructurales las distinguen. Es a nivel de los híbridos, especialmente de los híbridos heterocigotos, donde los reordenamientos cromosómicos pueden actuar como mecanismo de aislamiento postcigótico, impidiendo la formación de nuevos híbridos o produciendo híbridos con viabilidad reducida, o con esterilidad parcial o completa. Estas subpoblaciones pueden acumular pequeños cambios morfológicos que resulten adaptativos pero difíciles de medir.¹⁶

Uno de los mecanismos importantes en la especiación rápida son los cambios en la estructura cromosómica. Según White,¹⁷ el 90% de los fenómenos de especiación (y quizás hasta un 98%) están acompañados por cambios cromosómicos que juegan un papel primordial en la divergencia inicial. El hecho de que muchas especies filogenéticamente cercanas, difieran en su cariotipo, es una evidencia importante de que al menos en algunos y quizás en la mayoría de los eventos de especiación, está implicada una reestructuración cromosómica.^{18,19} Es importante entonces identificar los ecotipos, para explicar los procesos de la evolución a partir de la variabilidad geográfica de las especies.

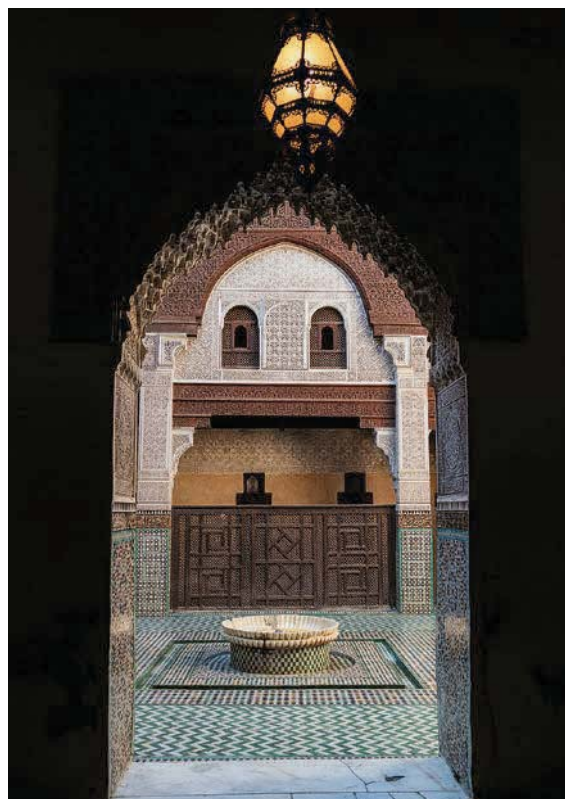
Alternativamente la respuesta de las especies a los cambios del ambiente puede analizarse mediante otros modelos de especiación que consideran la intervención genética de los ecotipos; entre ellos se encuentran los siguientes:

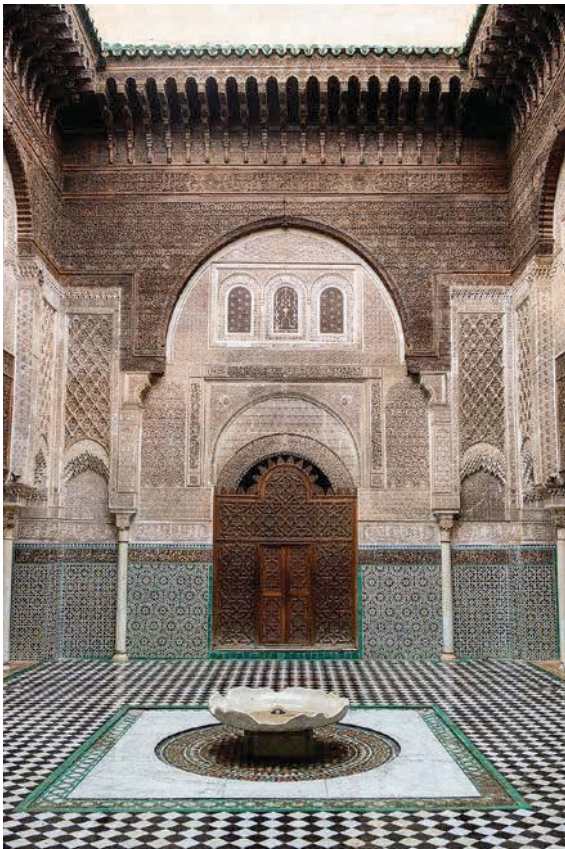
- Modelos de cascada o cadena: asumen que el aislamiento reproductivo aparece por la acumulación de los reordenamientos cromosómicos, que son ligeramente subdominantes de forma individual.¹⁷
- Modelo de transiliencia cromosómica: sugiere que un reordenamiento cromosómico altamente subdominante

puede fijarse mediante deriva y endogamia en una población aislada. La diferenciación con respecto al cariotipo ancestral puede completar la especiación.²⁰

- Modelo de fusión monobranquial: establece la hipótesis de que en las subpoblaciones aisladas, se fijan de forma independiente diferentes fusiones céntricas con poco efecto sobre la fertilidad, pero los híbridos entre estas subpoblaciones pueden presentar gran reducción en la fertilidad o ser incluso estériles, a causa de que algunas fusiones comparten alguno de los brazos.¹⁸
- Modelo de recombinación: describe un proceso en el cual la hibridación, entre las poblaciones que divergen cromosómicamente, da lugar a la ruptura cromosómica y a la clasificación de los reordenamientos preexistentes que diferencian las especies parentales. Se puede llegar a estabilizar un nuevo genotipo recombinante si las diferencias cariotípicas respecto a las especies parentales son suficientes, y por tanto se produce aislamiento reproductivo.^{19,21}
- Modelo cuántico de especiación: sugiere que los reordenamientos cromosómicos pueden fijarse rápidamente en una población fundadora periférica, mediante

© Enrique Soto, Marruecos, Mequinez, 2014.





© Enrique Soto, *Medersa Attarine*, Marruecos, Fez, 2014.

la deriva y la endogamia, dando lugar al aislamiento reproductor. A diferencia del modelo de transiliencia, los nuevos ensamblajes génicos, formados como resultado del cambio cariotípico, son adaptativos.^{19, 21}

- Modelo saltacional: propone que la endogamia, en una población periférica fundadora, puede inducir la ruptura cromosómica. Sin embargo, como en la mayoría de los otros modelos, los reordenamientos cromosómicos (que posteriormente sirven como barreras de aislamiento) se fijan, mediante la deriva, en poblaciones pequeñas y endogámicas.²²

Si dos especies recientemente originadas y con un aislamiento genético aún no terminado totalmente, entran en contacto (contacto secundario) pueden hibridar o regresar a la especie original. Estos híbridos pueden ser de baja eficacia biológica o, por el contrario, mostrar rasgos característicos que sean ventajosos frente a las especies parentales. Así se pueden crear zonas híbridas, donde según ciertos criterios de especie, se identifican a estos híbridos como nuevas especies. Incluso, algunos de los híbridos pueden desarrollar independencia

evolutiva y ser considerados como especies bajo todos los criterios.

En general, la especiación por hibridación, es un tipo ampliamente encontrado entre los vegetales.²¹ La reproducción vegetativa, la agamospermia (producción de semillas sin necesidad de fecundación) permite la formación de híbridos de manera natural.

El concepto de ecotipo es fundamental para explicar el proceso evolutivo de las especies. Es decir, las especies que tienen un intervalo de distribución amplio, por lo que respecta a diversos niveles de sus factores limitantes (temperatura o altitud, intensidad de luz, tipo de suelo, pH, entre otras condiciones), a menudo difieren fisiológicamente y, en ocasiones, morfológicamente en distintas partes de dicho intervalo, formando ecotipos. Usualmente esto incluye cambios genéticos, pero también puede obtenerse una compensación de factores sin fijación genética mediante ajustes fisiológicos. Por ejemplo, MacMillan en 1956²³ encontró que el pasto de las praderas que pertenece a una misma especie (e idéntico en su apariencia) trasplantado a jardines experimentales, respondía de una manera distinta a la luz; en cada experimento el momento de crecimiento y reproducción se adaptó al área del cual se trasplantó el pasto. Por ende, las especies que presentan amplios espacios geográficos, casi siempre desarrollan poblaciones que se encuentran adaptadas como especies a un conjunto específico de condiciones ambientales, pero como subpoblaciones muestran un alto proceso de adaptación a las condiciones locales, como ecotipos. Las diferencias entre las poblaciones de una misma especie que surgen a lo largo de la evolución como consecuencia de alteraciones genéticas relacionadas con cambios ambientales del lugar donde viven, son considerados variaciones ecotípicas y representan un tipo de variabilidad biológica sobre la que puede actuar la evolución en el proceso de la especiación rápida.

AGRADECIMIENTOS

Al Doctorado en Biodiversidad y Conservación de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, a las becas



© Enrique Soto, Marruecos, Mulay Idris, 2014.

otorgadas por parte de CONACYT y de PROMEP para realizar los estudios de doctorado. A la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla por otorgar el permiso de superación académica.

REFERENCIAS

- ¹ Solomon EP, Berg LR y Martin DW. *Biología*. 5ª Edición McGraw-Hill Interamericana editores, S. A. de C.V., México, D.F. (2001) 407-425.
- ² Odum EP y Barrett W. *Fundamentos de ecología*. 5ª Edición Cengage Learning Editores, S.A. México, D.F. (2006) 183-185.
- ³ Begon M, Harper JL and Townsend CR. *Ecology populations and communities*. 3ª Edition Blackwell Science Ltd (1996) 39-40.
- ⁴ Turesson G. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas* 3 (1922) 211-350.
- ⁵ Begon M, Townsend CR and Harper JL. *Ecology from individuals to ecosystems*. 4a Edition Blackell Publishing Ltd, Oxford, UK (2006) 5-6.
- ⁶ Lowry DB. Ecotypes and the controversy over stages in the formation of new species. *Biological Journal of the Linnean Society* 106 (2012) 241-257.
- ⁷ Huret JL, Leonard C and Savage JRK. *Cromosomas, anomalías cromosómicas*. Atlas Genet Cytogenet Oncol Haematol (2000). <http://AtlasGeneticsOncology.org/Educ/PolyMecaSp.html>
- ⁸ Eriksson G. *Genética evolutiva y conservación genética. Investigación Agrícola: Sistemas de Recursos Forestales*. Serie n° 2-2000 (2000).
- ⁹ Gianoli E. *Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. Fisiología ecológica en plantas*. Ed. Hernán Marino Cabrera. Concepción Chile (2004) 13-25.
- ¹⁰ Páez de Cásares J, Rodríguez O, Chávez A, Pérez D y Luque O. Informe preliminar sobre la introducción de 10 ecotipos de vetiver (*Vetiveria zizanioides* y *Vetiveria nemoralis*) introducidos a Venezuela. Sin año. <http://www.vetiver.org/ICV4pdfs/EB22es.pdf>

- ¹¹ Jorde LB, Carey JC y Bamshad MJ. *Genética médica*. España, 4ª Edición Evolve (2011).
- ¹² Skovsted A. Cytological investigations of the genus *Aesculus* L.: with some observations on *Aesculus carnea* willd., a tetraploid species arisen by hybridization. *Hereditas* 12 (1-2) (1929) 64-70.
- ¹³ White MJD. *Animal cytology and evolution*. 3ª Edición. Cambridge University Press, London (1973).
- ¹⁴ Curtis H y Barnes NS. *Biología*. 7ª Edición. Médica panamericana (2007).
- ¹⁵ O'Brien SJ, Wildt DE y Bush M. El guepardo en peligro de extinción genética. *Ciencias* 4 (1990) 40-47.
- ¹⁶ Mestres F. Presente y futuro de la genética evolutiva. *Ludus Vitalis* XV 28 (2007) 221-226.
- ¹⁷ White MJD. *Modes of speciation*. W. H. Freeman and Company, San Francisco (1978).
- ¹⁸ Baker RJ y Bickham W. Speciation by monobrachial centric fusions. *Proceedings of the National Academy of Sciences. USA* 83 (1986) 8245-8248.
- ¹⁹ Rieseberg LH. Chromosomal rearrangements and speciation. *Trends in ecology and evolution* 16(7) (2001) 351-358.
- ²⁰ Templeton AR. Mechanisms of speciation a population genetic approach. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 12 (1981) 23-48.
- ²¹ Grant V. *Plant speciation*. Columbia University Press, New York (1981).
- ²² Lewis H. Speciation in flowering plants. *Science* 152 (1966) 167-172.
- ²³ McMillan C. Nature of the plant community. Volumen I. Uniform garden and light period studies of the grass taxa in Nebraska. *Ecology* 37(1956) 330-340.

Rosa María González Monroy
Estudiante del Doctorado en
Biodiversidad y Conservación
Centro de Investigaciones Biológicas
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
Laboratorio de Mastozoología
Escuela de Biología
BUAP

zalezm@hotmail.com

Alberto E. Rojas Martínez
Laboratorio de Ecología de Poblaciones
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

© Enrique Soto, Marruecos, Chefchaouen, 2014.

